



Variación estructural en poblaciones de *Denmoza rhodacantha* (Cactaceae) sobre laderas de montañas en Mendoza, Argentina.

Structural variation in *Denmoza rhodacantha* (Cactaceae) populations on mountain slopes in Mendoza, Argentina.

Eduardo Méndez

Originales

Recepción: 11/10/2006

Aceptación: 05/10/2007

RESUMEN

Denmoza rhodacantha (Salm-Dyck) Britton & Rose, un cactus endémico de Argentina, tiene un gran número y densidad de población sobre laderas erosionadas de montañas más que en laderas no erosionadas. Para verificarlo se compararon ambos sitios: el número de individuos fue aproximadamente 2,7 veces más alto sobre los sitios erosionados. Esto particularmente fue debido a un gran número de plantas de cactus juveniles sobre los sitios erosionados contra los sitios no erosionados, donde las plantas juveniles además estuvieron ausentes. En contraste, un alto número de plantas adultas fue encontrada en los sitios no erosionados. Esto podría deberse a factores abióticos tales como la remoción del suelo, las características físico-químicas del mismo, particularmente el alto contenido de calcio, y al mecanismo de abrasión de la cubierta de las semillas por las partículas de rocas sobre los sitios erosionados. Los resultados de este estudio podrían ser usados para el mantenimiento y conservación de estos cactus.

SUMMARY

Denmoza rhodacantha (Salm-Dyck) Britton & Rose, an endemic cactus of Argentina, have greater numbers and population densities on eroded mountain slopes than on uneroded slopes. To verify this, both sort of sites were compared: the number of individuals was approximately 2.7 times higher on eroded sites. This was particularly due to a greater number of juvenile cactus plants on eroded sites versus uneroded sites, where juvenile plants were almost absent. In contrast, a higher number of adult plants was recorded on uneroded sites. This may be attributed to abiotic factors such as soil removal, the physico-chemical characteristics of the soil, particularly the high calcium content, and the mechanical abrasion of seed coats by the rock particles on the eroded sites. The results of this study could be useful for the management and conservation of this cactus.

Palabras clave

cactus en laderas de montañas • cardonal • Argentina • sitios erosionados y no erosionados • densidad de población • factores abióticos • plantas juveniles de cactus

Keywords

cacti in mountain slopes • cardonal • Argentina • eroded and uneroded sites • population densities • abiotic factors • juvenile cactus plants

INTRODUCCIÓN

Factores bióticos y abióticos pueden afectar la estructura y composición florística de las comunidades vegetales (12, 13, 19, 40). Factores abióticos tales como el fuego e inundaciones, entre otros, han sido reconocidos como causas fundamentales de esos cambios en las comunidades vegetales (3, 11, 20, 33). En este estudio se postula que dicha teoría también puede ser aplicada a poblaciones de cactus cuando sus suelos están afectados por erosión. En efecto, esta situación se presenta en ambientes de montañas de Mendoza, Argentina, en poblaciones de *Denmoza rhodacantha* (Salm-Dyck) Britton & Rose que coexiste y codomina en áreas con *Larrea cuneifolia* Cav. En esas poblaciones de *Denmoza*, conocidas como "cardonales", variaciones en el tamaño y densidad fueron observadas sobre áreas de laderas no erosionadas y erosionadas. Las laderas erosionadas fueron identificadas como áreas de transporte y desplazamiento de materiales desde las cimas, desprendidas por las lluvias.

La hipótesis de este estudio fue que el movimiento de los materiales rocosos en las comunidades del matorral-cardonal podría ocasionar cambios en la estructura y densidad de las poblaciones de cactus. El estudio busca probar que esta natural alteración, a la que están sujetos suelos y vegetación, podría facilitar una alta densidad de plantas de cactus sobre los sitios erosionados como un resultado de la acción mecánica de la remoción del suelo y cambios en las características físico-químicas de los mismos. Los resultados de este estudio podrían ser de interés para la planificación, manejo y conservación de esas comunidades de cactus.

Objetivos

En ambos sitios: no erosionados y erosionados se analizaron:

- las características de los suelos;
- la densidad y estructura de las poblaciones de *Denmoza rhodacantha*;
- las relaciones entre densidades de poblaciones de *Denmoza rhodacantha* y las condiciones ecológicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área estudiada

El estudio fue realizado en el área montañosa del valle del Río Mendoza, Argentina, en proximidades del Cerro Negro y Quebrada del Arroyo Alumbre (32° 49' S, 69° 19' W), en un sitio localizado en el extremo oeste del Cerro Médanos, entre 1600 y 1800 msnm. Allí existen poblaciones de *Denmoza* que están casi intactas debido a la ausencia de caminos, pastoreos y asentamientos humanos (figura 1, pág. 73).

Los registros de la estación meteorológica más próxima al área (Uspallata, 32° 36' S, 69° 20' W, 1891 msnm) señalan para el periodo 1981-1990 una temperatura media anual de 11,6°C, una temperatura media máxima de 21,2°C, una temperatura mínima de 4,4°C (34); la precipitación media anual es de 112 mm, con más del 60% entre noviembre y marzo (14).

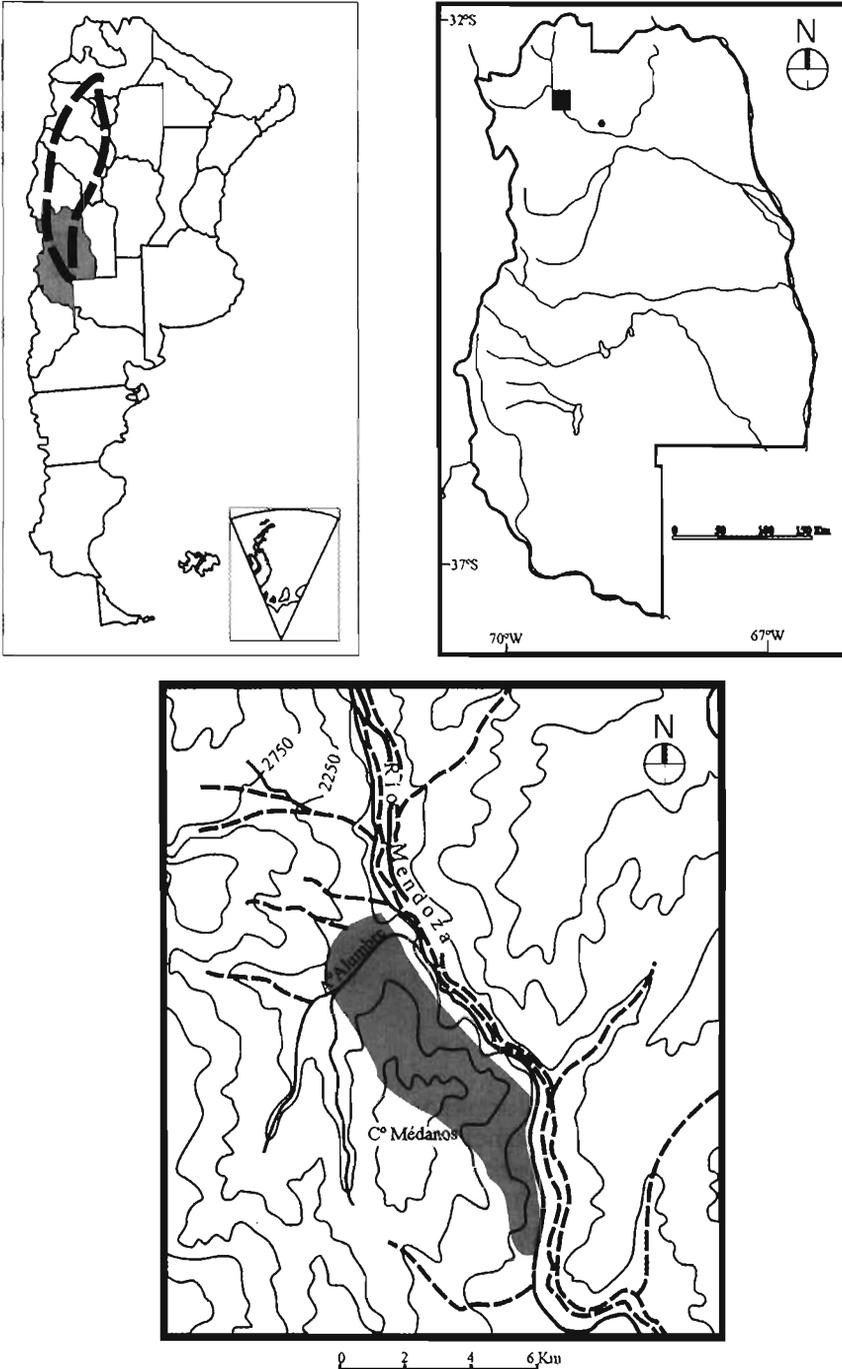


Figura 1. Distribución geográfica de *Denmoza rhodacantha* y su localización sobre el área estudiada.

Geológicamente el área se corresponde con la Cordillera Frontal compuesta por depósitos de materiales de origen Cuaternario, sedimentos continentales del Terciario y elementos de origen Permotriásico (8, 32). Geomorfológicamente los sitios analizados son laderas de 25 a 30° expuestas al N con afloramientos rocosos en las proximidades de las cimas y con suelos de clastos y arenas, limos y arcillas como matriz con escaso contenido de materia orgánica. Estas laderas, debido a sus pendientes pronunciadas, sufren periódicos deslizamientos de materiales rocosos, provocados por las precipitaciones que dan como resultado, por remoción de sus terrenos, la alternancia de un mosaico de sitios no erosionados y erosionados. La vegetación está representada fisonómicamente por un matorral xerófilo de *Larrea cuneifolia*, dominado por individuos de *Denmoza rhodacantha*, que son dominantes. Estos individuos también se ubican en las grietas de los afloramientos rocosos, por lo general, localizados por encima de las pendientes pronunciadas. En este trabajo sólo se considera este último ambiente.

Denmoza rhodacantha (Salm-Dyck) Britton & Rose (un anagrama de Mendoza) es una especie endémica, que en Argentina se extiende desde el norte de Salta hasta Mendoza (10, 22, 24) (figura 1, pág. 73). Es una planta de importancia fitogeográfica por ser elemento característico de la provincia fitogeográfica del Cardonal (7). Una completa historia taxonómica y de tipificación de esta especie ha sido muy bien considerada por Leuenberger (25). Sus tallos suculentos de 2,50 a 3 m de alto y 30-50 cm de diámetro raramente están ramificados (sólo por daños), presentan numerosas costillas y espinas amarillas o rojizas. Las flores son rojas, asimétricas, agrupadas generalmente en el ápice de los tallos. Los frutos son bayas carnosas ovoides de 3-4 cm de diámetro, verdosas o verde-rojizas, dehiscente con pulpa blanca, jugosa y algo azucarada. Las semillas son pequeñas, negras y numerosas, y con estrofiolo (repliegue funicular) blanquecino. Las flores y frutos están disponibles a fines de noviembre hasta enero, y son visitados por abejas, pájaros, hormigas y chinches. Las plantas juveniles, desde los 10 cm de diámetro y 5 cm de alto, producen flores y frutos. Las plantas maduras dan 30 a 40 frutos, en años con altas precipitaciones, con más de 1000 semillas por fruto. Este cactus se propaga por semillas y ocasionalmente por trozos de sus tallos.

Mediciones

Para analizar la densidad y estructura de las poblaciones del cactus, fueron contados y medidos con una cinta métrica la altura y el diámetro de los tallos de la totalidad de los individuos de *Denmoza* sobre 10 sitios no erosionados y 10 erosionados, en superficies de 100 m², localizados a través de 300 ha de laderas (300 m de ancho por 1 km de largo). Todas las mediciones fueron realizadas durante noviembre y diciembre de 2004.

Estos datos también fueron usados para calcular los porcentajes de cactus vivos y muertos en cada sitio. Para determinar las relaciones de estructura se consideró un rango de tamaño de alturas de los cactus de 0-20, 20-40, 40-60, 60-80 y mayor de 80 cm. Fueron consideradas como plantas juveniles de cactus aquellas que tenían el ápice en el centro del tallo, las espinas gruesas y las costillas muy marcadas. Las

plantas adultas tenían el ápice oblicuo y además espinas delgadas. Bajo estas características se agruparon como juveniles todos los individuos de hasta 20 cm de alto y 20 cm de diámetro, aproximadamente. Cabe señalar que durante las observaciones de estas poblaciones fueron diferenciadas dos formas de *Denmoza*: una de espinas rojas y otra de espinas amarillas, pero en este trabajo fueron consideradas en su conjunto.

Para establecer las diferencias ecológicas entre sitios se analizaron las características físico-químicas de los suelos. Se extrajeron 5 muestras de los suelos de los primeros 20 cm de profundidad en cada uno de los sitios. Se determinaron del extracto de saturación la relación adsorción de sodio (RAS), materia orgánica (%) (método de Walkley-Black, por oxidación con dicromato de potasio en medio ácido sulfúrico), calcio y magnesio (Ca y Mg meq/l) (método complexiométrico), sodio (Na meq/l) (método de titación con ácido clorhídrico), nitrógeno total (N ppm) (método Kjeldahl), fósforo (P ppm) (método de Arizona), método colorimétrico usando solución sulfomolibdica como reactivo, previa extracción carbónica con dilución relación 1:10, potasio (K ppm) (método internacional Pratt y potasio intercambiable) con el método del acetato de amonio, cuya lectura se realiza en fotómetro a la llama, la conductividad eléctrica actual (CEA, d Sm⁻¹ a 25°C), el pH potencial hidrógeno (pH) y textura (método organoléptico).

Análisis estadístico

Para conocer la variación de los suelos se usó el análisis estadístico T-test de comparación de medias entre sitios; también se usó esta prueba para evaluar dentro de cada sitio y entre sitios la densidad y presencia de cactus vivos y muertos.

RESULTADOS

Características de los suelos

Los valores de salinidad, expresados como conductividad eléctrica, fueron significativamente altos ($p < 0,01$) para sitios erosionados, no así para sitios no erosionados (tabla 1).

Tabla 1. Parámetros de suelos en sitios no erosionados y erosionados con *Denmoza rhodacantha* en el área estudiada.

Parámetros	Sitios	
	No erosionado	Erosionado
Conductividad eléctrica (d Sm ⁻¹)	307,6	941,6 *
Relación Adsorción Sodio	0,55	0,76 ns
Materia orgánica (%)	1,59	0,29 *
Calcio (meq l ⁻¹)	1,74	6,36 *
Magnesio (meq l ⁻¹)	0,78	2,14 *
Sodio (meq l ⁻¹)	0,61	1,34 *
Nitrógeno total (ppm)	824,2	554,2 *
Fósforo extractable (ppm)	7,36	696 *
Potasio extractable (ppm)	613,8	402,2 *
pH	7,06	7,62 ns
Textura	Arenosa fina	Arenosa arcillosa muy fina

* significativo a $p < 0,01$; ns: no significativo

La fertilidad, expresada por nitrógeno, fósforo, potasio y contenido de materia orgánica, fue significativamente alta ($p < 0,01$) para sitios no erosionados, en relación con sitios erosionados. Los valores de pH y relación adsorción de sodio no fueron diferencialmente significativos entre sitios. Además, los contenidos de calcio, magnesio y sodio fueron significativamente altos ($p < 0,01$) para sitios erosionados pero no para los no erosionados. Los sitios erosionados tenían suelos con textura fina.

Densidad y estructura de las poblaciones de *Denmoza*

La figura 2 muestra que los individuos pequeños: 0-20 cm de alto (desde plántulas y juveniles) son los más abundantes en los sitios erosionados (73,7%), mientras que las plantas altas (más de 80 cm de alto) son las más abundantes en los sitios no erosionados (40,2%).

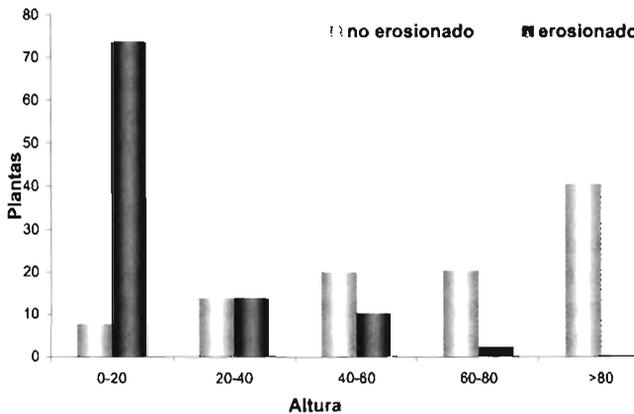


Figura 2. Distribución de las plantas de *Denmoza rhodacantha* de acuerdo con su altura.

Diferencias significativas han sido halladas en la densidad media de cactus vivos y muertos entre los dos sitios (tabla 2).

Tabla 2. Densidad de *Denmoza rhodacantha* por 100 m² en el área estudiada.

Muestra	Sitios					
	No erosionado			Erosionado		
	Vivo	Muerto	Total	Vivo	Muerto	Total
1	6	2	8	20	11	31
2	6	1	7	19	6	25
3	11	4	15	31	8	39
4	11	3	14	33	2	35
5	11	5	16	32	4	36
6	13	1	14	24	4	28
7	13	2	15	30	2	32
8	11	2	13	28	4	32
9	8	2	10	29	4	33
10	11	3	14	36	10	46
Total	101	25	126	282	55	337
Promedio	10,1**	2,5*	12,6	28,2**	5,5*	33,7
%	80,2	19,8	100	83,7	16,3	100

** significativo a $p < 0,0001$, * significativo a $p < 0,01$

Porcentajes de cactus vivos y muertos fueron similares para los sitios no erosionados y erosionados. Además, el número de cactus vivos sobre los sitios erosionados fue 2,7 veces más grande que sobre los no erosionados. De las plantas juveniles reconocidas en el sitio erosionado (73,7%), 58,4% estaban vivas y 15,3% muertas. En contraste, del total de plantas juveniles en el sitio no erosionado (8,2%), 6,4% estaban vivas y solamente 1,8% muertas.

DISCUSIÓN

Los resultados indican que la densidad de la población de *Denmoza rhodacantha* sobre los sitios no erosionados (1260 plantas ha⁻¹) y erosionados (3370 plantas ha⁻¹) fue más alta que en otros estudios realizados para otras especies de cactus (e.g.): 45 plantas ha⁻¹ para *Trichocereus pasacana* (F.A.C. Weber) Britton & Rose en el noroeste de Argentina (15); y 97-280 plantas ha⁻¹ para *Echinopsis atacamensis* (Phil.) Friedr. et Rowl. en el norte de Chile (30). Cabe consignar que *Trichocereus pasacana* y *Echinopsis atacamensis* son sinónimos de *Trichocereus atacamensis* (Phil.) Backeb. según Kiesling (23).

La alta proporción de juveniles de *Denmoza rhodacantha* en el sitio erosionado (73,7 %) está muy por encima de la obtenida en espinares de Venezuela (31), con alrededor de un 56% de cactus juveniles de *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Buxb.

La variación espacial, densidad o tamaño de la población de *Denmoza* está modificada por la erosión, que produce cambios impredecibles en la población de cactus. Estos dinamismos de la población no fueron considerados en este estudio.

El hallazgo del gran número de cactus sobre sitios de suelos jóvenes, como los que han sido rejuvenecidos por erosión, fue coincidente con las conclusiones de otros estudios en ambientes similares, por ejemplo, poblaciones juveniles de *Echinopsis atacamensis* (30), *Ferocactus cylindraceus* en terrazas juveniles (4) y poblaciones de *Strombocactus disciformis* y *Turbinicarpus pseudomacroechele* (2, 18) y otras especies de cactus.

Es posible que, en el área estudiada, la relativa duración de las estaciones húmedas y secas pueda afectar el número de semillas que germinan o de plantas juveniles de *Denmoza* que comienzan a establecerse. Una serie de estaciones húmedas promovería el desarrollo de un gran banco de semillas y eventualmente un gran número de plántulas, que de este modo compensarían la pérdida de las plántulas durante las estaciones secas (4, 5, 6). Por lo contrario, estaciones secas podrían matar las plántulas o plantas juveniles como ocurre con *Ferocactus acanthodes* (21) y podría también desmejorar el banco de semillas.

El efecto de la alternancia de ciclos húmedos y secos sobre la germinación podría ser una explicación válida para la variación en la proporción de plantas juveniles y adultas. Estos tipos de efectos fueron vistos en la disponibilidad para germinar de especies de cactus (16) y otras semillas de plantas (1) en el desierto.

Ambos extremos de bajas y altas temperaturas podrían también explicar la edad de la estructura de las poblaciones de *Denmoza*, especialmente la falta de plantas juveniles para mantener la población. Esto se ha conocido porque sucedió con otros cactus columnares (*Carnegiea gigantea*) el "Saguaro" (26, 27, 35, 36, 37).

El gigante cactus columnar (*Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus hoppenstedtii*) en sus estados de plántulas y plantas juveniles (39), y otras plántulas de suculentas del desierto (9, 17, 27, 28, 38) están a menudo asociados con plantas nurses que ofrecen protección o facilitación durante el establecimiento de las plántulas. Sin embargo, *Denmoza rhodacantha* parece no estar asociada con plantas nurses pero sí con sitios abiertos y disturbados con mayor exposición solar.

Las características de los suelos tendrían un rol importante en el establecimiento y distribución de los cactus, como ha sido demostrado en otros estudios (18). Las diferencias en los niveles de potasio, sodio y calcio en los sitios erosionados y no erosionados podrían indicar similares situaciones a las documentadas también en otros estudios (28, 29). Sobre los sitios erosionados, el contenido de potasio del suelo fue relativamente bajo, pero los contenidos de sodio y calcio fueron relativamente altos. En este estudio, el alto contenido de calcio podría jugar un rol muy importante en la estimulación de la germinación de las semillas. La relativa baja fertilidad del sitio erosionado es el resultado del gran lavado, y la relativa alta salinidad, contenidos de calcio y sodio es resultado de la gran evaporación de sus constituyentes.

La variación estructural en las poblaciones de *Denmoza rhodacantha* en la comunidad del matorral-cardonal de *Larrea cuneifolia* y *Denmoza rhodacantha* podría ser el resultado de la remoción del suelo por erosión, rejuvenecimiento de las áreas de laderas y altos contenidos de calcio. Cabría mencionar además la alternancia de ciclos de estaciones húmedas y secas, altas y bajas temperaturas, y sol y sombra. En síntesis: probablemente favorecieron la germinación la abrasión mecánica de la cubierta de las semillas cortadas por las partículas rocosas.

Estos factores abióticos podrían favorecer el aumento del número y densidad de *Denmoza rhodacantha* sobre los sitios erosionados. Esa hipótesis debería ser confirmada a través de ensayos de germinación de las semillas del cactus que incluya tratamientos con y sin erosión y diferentes concentraciones de calcio.

Esos movimientos naturales de los suelos podrían favorecer, a causa de la alta presencia de cactus juveniles, la permanencia y renovación de sus poblaciones.

CONCLUSIONES

- ❖ La salinidad fue significativamente alta para los sitios erosionados, mientras la fertilidad lo fue para los no erosionados. Además, los contenidos de calcio, magnesio y sodio fueron altos en los sitios erosionados. Los sitios erosionados tuvieron textura fina de los suelos.

- ❖ *Denmoza rhodacantha* (Salm-Dyck) Britton & Rose tiene un gran número y densidad de población en los sitios erosionados de laderas de montaña. El número de individuos fue aproximadamente de 2,7 veces más alta sobre sitios erosionados (3370 plantas ha⁻¹) que sobre los no erosionados (1260 plantas ha⁻¹).
- ❖ El gran número de plantas de cactus juveniles en los sitios erosionados podría ser atribuido a la remoción de los suelos, al alto contenido de calcio y a la abrasión mecánica de la cubierta de la semilla por las partículas de las rocas.

BIBLIOGRAFÍA

1. Adams, R. 1999. Germination of *Callitris* seeds in relation to temperature, waters stress, priming and Hydration-dehydration cycles. *Journal of Arid Environments*. 43: 437-448.
2. Álvarez, R.; Godínez-Álvarez, H.; Guzmán, U. and Dávila, P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75: 7-16.
3. Bond, W. J.; Van Wilgen, B. S. 1996 *Fire and plants*. New York. Chapman and Hall. London. 263 p.
4. Bowers, J. E. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecology*. 133: 37-48.
5. ————. 2000. Does *Ferocactus wislizenii* (Cactaceae) have a between-year seed bank? *Journal of Arid Environments*. 45: 197- 205.
6. ————. 2005. Influence of climatic variability on local population dynamics of a Sonoran Desert *Platyopuntia*. *Journal of Arid Environments*. 61: 193-210.
7. Cabrera, A. L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2^{ed} ed. II: 1-85. Acme SACI. Buenos Aires. Argentina.
8. Caminos, R. 1979. Cordillera Frontal. II Simposio de Geología Regional Argentina. Córdoba. Coordinador J. C. Turner. Academia Nacional de Ciencias. 1: 397-453.
9. Carrillo-García, A.; Bashan, Y.; Bethlenfalvai, G. J. 2000. Resource-island soils and the survival of the giant cactus, cardon, of Baja California Sur. *Plant and Soil*. 218: 207-214.
10. Castellanos, A.; Lelong, H. V. 1943. *Denmoza*. Opuntiales vel Cactales, Cactaceae. In: Descole, H. (ed). *Genera et Species Plantarum Argentinae*. 1: 49-130. Guillermo Kraft. Buenos Aires.
11. Chaneton, E. J. 2006. Las inundaciones en pastizales pampeanos. *Impacto ecológico de las perturbaciones naturales*. *Ciencia Hoy*. 16(92): 18-32.
12. Clements, F. E. 1916. *Plant succession*. Carnegie Inst. Washington. Pub. 242 p.
13. Crawley, M. J. 1987. The structure of plant communities. In: Crawley, M. J. (ed). *Plant Ecology*, 1:50. Blackwell Sci. Pub. Oxford.
14. De Fina, A. L.; Giannetto, F.; Richard, A. E.; Sabella, L. J. 1964. Difusión geográfica de cultivos índices en la provincia de Mendoza y sus causas. INTA, Instituto de Suelos y Agrotecnia. Buenos Aires. 81 p.
15. De Viana, M. L.; Ortega Baes, P.; Saravia, M.; Bandano, E. I.; Schlumberger, B. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Journal of Tropical Biology*. 49: 277-283.
16. Dubrovsky, J. G. 1996. Seed hydration memory in Sonoran Desert Cacto and its ecological Implications. *American Journal of Botany*. 83: 624-632.
17. Franco, A. C.; Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*. 77: 80-886.
18. Godínez-Álvarez, H.; Valiente-Banuet, T.; Ortega-Baes, P. 2003. Demographic trends in the cactaceae. *The Botanical Review*. 69: 173-203.
19. Halvarson, J. J.; Smith, J. L.; Bolton, H. J.; Rossi, R. E. 1995. Evaluating shrub-associated spatial patterns of soil properties in a shrub-steppe ecosystem using multiple-variable geostatistic. *Soil Science Society America*. J. 59: 1476-1487.
20. Insausti, P. A.; Grimaldi, A.; Chaneton, E. J.; Vasellati, V. 2001. Flooding induces a suite of adaptative plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. *New Phytologist*. 152: 291-299.
21. Jordan, P. W.; Nobel, P. S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in relation to Drought. *Ecology*. 64: 901-906.
22. Kiesling, R. 1975. Los géneros de Cactaceae de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 16: 197-227.
23. ————. 1999. Cactaceae. En: Zuloaga, F. O.; O. Morrone (eds.). *Catálogo de las plantas vasculares de la República Argentina. II Acanthaceae-Euphorbiaceae (Dicotyledoneae)*. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard*. 74: 423-489.
24. ————; Meglioli, S. 2003. Cactaceae. *Flora de San Juan*. 2: 182-183.
25. Leuenberger, B. E. 1993. The genus *Denmoza* Britton & Rose (Cactaceae): Taxonomic, history and typification. *Haseltonia*. 1: 86-94.

26. Niering, W. A.; Whittaker, R. H.; Lowe, C. H. 1963. The Saguaro: A population in relation to Environment. *Science*. 142: 15-23.
27. Nobel, P. S. 1980. Morphology, nurse plants, and minimum apical temperatures for young *Carnegiea Gigantea*. *Botanical Gazette*. 141: 188-191.
28. _____. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. University Press. New York. 288 p.
29. _____. 1989. Temperature, water availability and nutrient levels at various soils depths-consequences for shallow-rooted desert succulents including nurse plants effects. *American Journal of Botany*. 76: 1486-1492.
30. Pinto, R.; Moscoso, D. 2004. Estudio poblacional de *Echinopsis atacamensis* (Cactaceae) en la región de Tarapacá (I): norte de Chile, *Chloris chilensis*. *Revista Chilena de Flora y Vegetación*. 7(2): 1-7. <http://www.chlorischile.cl>
31. Prieto, A. S.; González, S.; Luis, L. A.; Cornejo, P. 2001. Aspectos ecológicos de una población del cactus columnar *Stenocereus griseus* (Haw.) F. Buxb en áreas xerofíticas Cerro Colorado, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas*. 2: 108-123.
32. Rolleri, E. O.; Criado Roque Rolleri, P. 1970. Geología de la provincia de Mendoza. En: Furque, G.; A. Mingramm; E. O. Rolleri; C. A. Menéndez; C. R. Vilella; P. N. Stipanovic; B. J. Quartino; H. H. Camacho; C. A. Cortelezzi (eds.). *Actas IV Jornadas Geológicas Argentinas*. Tomo II. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires. p. 11-76.
33. Schullery, P. 1989. The fires and FIRE policy. *Bioscience*. 39(10): 686-694.
34. Servicio Meteorológico Nacional (SMN). 1992. Estadísticas Climatológicas 1981-1990. Serie B N° 37.
35. Steenberg, W. F.; Lowe, C. H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument. *Arizona. Ecology*. 50: 825-834.
36. _____. 1977. Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination, establishment, growth and survival of the young plant. *National Park Service Scientific Monograph Series N° 8*. United States, Government Printing Office, Washington, D. C. USA. 242 p.
37. Turner, R. M.; Alcorn, S. M.; Olin, G. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50: 835-844.
38. _____. ; Booth, J. A. 1966. The influence of shade, soil and water on saguaro seedling Establishment. *Botanical Gazette*. 127: 95-102.
39. Valiente-Banuet, T. A.; Bolongaro-Crevenna, A.; Briones, O.; Ezcurra, E.; Rosas, M.; Núñez, H.; Bamard, G.; Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2: 15-20.
40. Weaver, J. E.; Clements, F. E. 1938. *Plant Ecology*. 2nd ed. McGraw-Hill Book Company Inc. New York. 601 p.

Agradecimientos

Al Ing. Juan C. Guevara y al Dr. Roberto Kiesling por sus valiosas lecturas y sugerencias para mejorar el manuscrito.

Al Dr. Beat E. Leuenberger por la bibliografía aportada.

Al Ing. Oscar R. Estevez por su asistencia en el análisis estadístico.

A Mario N. Medero por su ayuda en el análisis de suelos.

A Nelly Horak y Judy Boshoven por el resumen en inglés.

A Cecilia Scoones por su asistencia con las figuras.